

УДК 576.895.1 : 599.323.4

**ЗАРАЖЕННОСТЬ ГЕЛЬМИНТАМИ,  
ИНТЕНСИВНОСТЬ МЕТАБОЛИЗМА И УСТОЙЧИВОСТЬ К ХОЛОДУ  
У КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ ИЗ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ**

© Е. А. Новиков, А. В. Кривопалов, М. П. Мошкин

Оценка уровня стандартного и максимального энергетического обмена, а также способности к поддержанию температурного гомеостаза в условиях острого охлаждения у красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) из природной популяции показала, что особи, зараженные нематодой *Heligmosomum mixtum*, независимо от интенсивности инвазии, имели более высокий уровень обмена при холодовой экспозиции. Животные, зараженные цестодой *Arostrilepis horrida*, напротив, имели меньшую величину максимального обмена, чем незараженные. У особей, зараженных *A. horrida*, величина максимального обмена отрицательно коррелировала с интенсивностью инвазии. Животные, зараженные *A. horrida*, имели меньшую теплопроводность, чем зараженные *H. mixtum*. Разнонаправленные эффекты гельминтозов различной этиологии помимо специфики патогенного действия паразитов могут быть связаны и с их суммарной биомассой, которая у *A. horrida* может достигать 5 % от массы тела хозяина, а *H. mixtum* не превышает 0.2 %.

Представляется очевидным, что использование гельминтами ресурсов хозяина должно сказываться на уровне обменных процессов последнего. Однако исследований по прямой оценке интенсивности энергетического метаболизма при гельминтозах очень мало. Подавляющее большинство исследований, посвященных патогенезу гельминтозных инвазий, выполнено на сельскохозяйственных или лабораторных животных. Для естественных гостально-паразитарных систем вопрос о негативном влиянии гельминтов на энергообмен хозяина остается открытым (Meagher, 1998).

Немногочисленные работы по изучению метаболических эффектов гельминтозных инвазий дают противоречивые результаты. Так, величина основного обмена при заражении гельминтами может увеличиваться (Lemly, Esch, 1984; Booth et al., 1993), уменьшаться (Hayworth et al., 1987; Kilgore et al., 1988; Connors, Nickol, 1991) и оставаться неизменной (Schall et al., 1982; Meagher, O'Connor, 2001).

Конкуренция между паразитами и хозяевами за ресурсы организма неизбежно должна обостряться при воздействии неблагоприятных факторов внешней среды, требующих от организма дополнительных энергозатрат. Дефицит энергии усугубляет течение гельминтозов (Koski et al., 1999; Koski, Scott, 2001). Так, снижение уровня стандартного обмена у скворцов, инфицированных акантоцефалами (Connors, Nichol, 1991) было более выраженным на фоне холодовой экспозиции. Паразитарные инвазии в свою очередь

могут уменьшать резервные возможности организма, ослабляя его реакцию на стрессирующие внешнесредовые воздействия (Meagher, O'Connor, 2001). Тропические рыбы *Cyprinodon variegatus*, инфицированные трематодами, быстрее, чем здоровые теряли способность к плаванию в холодной воде (Colemann, 1993). Снижение зимней выживаемости описано для рыб-солнечников, зараженных метацеркариями трематод (Lemly, Esch, 1984), лопатоногих жаб, зараженных моногенеями (Tosque, 1993), и оленьих хомячков *Peromyscus maniculatus*, зараженных кокцидиями (Fuller, Blaustein, 1996). В то же время заражение лабораторных мышей нематодой *Heligmosomoides polygyrus* не влияло на эффективность их холодовой акклимации (Kristian, Hammond, 2000). Хомячки *P. maniculatus*, зараженные нематодой *Capillaria hepatica*, не отличались от контрольных по продолжительности плавания с прикрепленным грузом (Meager, 1998). Отрицательное влияние инвазии на уровень максимального обмена наблюдали только у хомячков из популяции, не имевшей ранее контактов с данным паразитом. В популяциях, где *C. hepatica* является естественным паразитом, такого влияния не обнаружено (Meagher, O'Connor, 2001).

Основным методическим подходом в исследованиях гельминтозных патогенозов является искусственное заражение животных гельминтами (главным образом нематодами) в лабораторных условиях. При этом, как правило, используются дозы в несколько сотен гельминтов на особь (Meagher, 1998; Koski et al., 1999; Kristian, Hammond, 2000; Meagher, O'Connor, 2001), значительно превышающие уровень естественной инвазированности. Вследствие этого количественный аспект (зависимость наблюдаемых эффектов от интенсивности инвазии) при анализе материала игнорируется. Ограниченный набор видов гельминтов, доступных для лабораторного заражения, определяет полное отсутствие сравнительных работ. В то же время не подлежит сомнению, что гельминты различной токсонимической принадлежности (нематоды, цестоды) и с различной локализацией (тканевые, кишечные) могут оказывать различное влияние на метаболизм хозяина. Поэтому представляет большой интерес изучение сопряженной изменчивости биоэнергетических характеристик и зараженности различными видами паразитов в природных популяциях животных.

В настоящей работе рассматриваются показатели стандартного и стимулированного холодом энергообмена у половозрелых самцов красной полевки (*Clethrionomus rutilus* Pall. 1779) из природной популяции в зависимости от их естественной зараженности гельминтами.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

### Отлов и содержание животных

Работа проводилась в июне 2002 и 2003 гг. на Телецкой опорной базе (ТОБ) Института систематики и экологии животных СО РАН (с. Артыбаш, Турочакского р-на Республики Алтай). Животных отлавливали на верхней террасе правобережной долины Телецкого оз., покрытой осиново-березово-кедрово-пихтовым лесом. В данном биотопе, который является оптимальным для красной полевки, вид достигает высокой плотности — выше 40 ос/га (Новиков, 1994; Novikov, Moshkin, 1998). Для отлова животных использовали метод ловушко-линий. Металлические живоловушки фабричного производства, для лучшей выживаемости животных снабженные дере-

вянными домиками, устанавливали в линии с интервалом в 10 м и проверяли дважды в день — в 8 и 20 ч. На каждой линии отлов производили в течение 4 дней. Этот срок является оптимальным для изъятия максимального количества животных при минимальной доле среди них мигрантов (Лукьянов, 1988; Щипанов, 1990), которые по своим морфофизиологическим характеристикам могут существенно отличаться от оседлых особей (Мошкин, 1989). Для устранения влияния возможной половозрастной изменчивости анализируемых показателей в работе использовали только половозрелых самцов. Отловленных животных в течение 4 дней передерживали в виварии ТОВ при постоянной температуре (20 °С) и искусственном фотопериодическом режиме, соответствующем естественному суточному циклу (18С : 6Т). Животных кормили стандартной зерновой смесью (корм «Вака» для грызунов) с добавлением зеленого корма и кедровых орехов. На 5-е сут после отлова у животных оценивали величину стандартного обмена веществ, на 6-е — величину максимального обмена. Величина базального метаболизма была измерена у 22 особей, максимального — у 16. Сразу же после оценки МПК животных забивали кранио-цервикальной дислокацией и исследовали методом полного гельминтологического вскрытия (Скрябин, 1928). Оценивали такие показатели, как экстенсивность (доля зараженных особей) и интенсивность (среднее число гильминтов в зараженном животном) инвазии, а также индекс обилия паразитов (среднее число гильминтов на особь хозяина, включая незараженных животных).

В качестве контроля естественной зараженности использовали данные, полученные по 47 половозрелым особям красной полевки, вскрытым сразу же после отлова.

#### Оценка интенсивности метаболизма

Интенсивность метаболизма оценивали путем непрямой калориметрии в установке закрытого типа (Шилов, 1961) по методике, апробированной ранее на других видах грызунов (Novikov et al., 1996; Moshkin et al., 2001, 2002). Для измерения уровня стандартного обмена (СМ) животное помещали в герметичную камеру объемом 1.5 л, находящуюся в водяном термостате с температурой 27 °С, что для данного вида соответствует термонеutralной зоне (Башенина, 1977). Для поглощения углекислого газа использовали щелочь (КОН). Снижение парциального давления кислорода регистрировали с помощью водяного манометра. По результатам 5 измерений рассчитывали среднее значение стандартного обмена для каждой особи. Для оценки интенсивности метаболизма в условиях острого охлаждения использовали 15-минутную экспозицию в гелий-кислородной атмосфере (Rosenmann, Morisson, 1974; Wang, 1980) при температуре  $8.0 \pm 0.5$  °С. Сразу после помещения животного в камеру через нее в течение 3 мин с помощью поршневого насоса прокачивали гелиево-кислородную смесь (80 % He : 20 % O<sub>2</sub>), общий объем которой более чем в 3 раза превышал объем камеры. На 1-й, 6-й, 11-й и 16-й минутах после прекращения подачи газовой смеси у тестируемого животного измеряли минутное потребление кислорода. Сразу же после холодовой экспозиции животное извлекали из камеры. До начала экспозиции и в течение 20 с после ее окончания с помощью терморезисторного датчика измеряли ректальную температуру тела с точностью до 0.1 °С. Все показатели интенсивности метаболизма выражали в виде объема потребленного кислорода, приведенного к нормальным условиям, на единицу массы тела в час. В качестве показателя максимального потребления кисло-

рода (МПК) использовали наибольшее из 4 зарегистрированных во время теста значений. Величину резервных возможностей метаболизма (метаболический индекс, МИ) оценивали по отношению величины максимального обмена к стандартному (Meagher, O'Connor, 2001). Теплопроводность рассчитывали как отношение потребления кислорода на последней минуте теста к разности между температурами тела и среды (McNab, 1980).

## Обработка результатов

Влияние зараженности гельминтами на изучаемые показатели оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Сравнение групповых средних проводили по LSD-критерию. Зависимость между метаболическими и терморегуляторными показателями оценивали по величине коэффициента корреляции Пирсона, зависимость между зараженностью гельминтами и метаболическими показателями — по величине коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Поскольку год наблюдений не оказывал статистически значимого влияния ни на величину стандартного (однофакторный дисперсионный анализ,  $F = 2.59$ ;  $P = 0.13$ ), ни на величину максимального ( $F = 0.49$ ;  $P = 0.50$ ) обменов, данные за 2002 и 2003 гг. при анализе были объединены.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Естественная зараженность гельминтами

Доминирующими видами кишечных гельминтов красной полевки в районе исследования являются нематода *Heligmosomum mixtum* (Schulz, 1952) и цестода *Arostrilepis horrida* (Linstow, 1901; Mas-Coma et Tenora 1997). Показатели зараженности этими гельминтами у животных, обследованных сразу же после отлова и передержанных в виварии достоверно не отличались между собой (табл. 1). Максимальная интенсивность инвазии составляла 6 экз. на особь для нематод и 5 — для цестод. У животных, использованных в эксперименте, одновременное заражение обоими гельминтами было обнаружено только у одного зверька, который в дальнейшем был исключен из рассмотрения.

Зараженность гельминтами достоверно влияла на массу тела животных ( $f = 6.4$ ;  $P = 0.01$ ). Животные, зараженные *A. horrida*, имели меньшую мас-

Таблица 1

Показатели зараженности кишечными гельминтами у самцов красной полевки, обследованных сразу же после отлова и тестирования

Table 1. Indices of infection with gut helminthes in mals of the red-backed vole examined just after capturing and after testing

Показатели зараженности	Вскрытые после отлова		Вскрытые после теста	
	<i>H. mixtum</i>	<i>A. horrida</i>	<i>H. mixtum</i>	<i>A. horrida</i>
Объем выборки	47	47	22	22
Экстенсивность инвазии	$51.1 \pm 7.3$	$38.3 \pm 7.1$	$37.5 \pm 12.1$	$43.7 \pm 12.4$
Индекс обилия паразита	$1.79 \pm 0.35$	$0.85 \pm 0.19$	$1.29 \pm 0.41$	$0.92 \pm 0.28$
Интенсивность инвазии	$3.50 \pm 0.48$	$2.22 \pm 0.27$	$3.44 \pm 0.63$	$2.44 \pm 0.34$

Таблица 2

Метаболические и терморегуляторные показатели у самцов красной полевки при гельминтозных инвазиях и в их отсутствие

Table 2. Metabolic and thermoregulatory indices of non-infected males of the red-backed vole and males infected with helminthes

Показатели	Незараженные особи (I)	Зараженные <i>H. mixtum</i> (II)	Зараженные <i>A. horrida</i> (III)	Достоверные отличия (LSD-тест)
Объем выборки	4	5	6	
Масса тела	21.9 ± 1.0	19.8 ± 1.2	16.8 ± 0.6	I—III; P = 0.04 I—III; P = 0.004
Стандартный обмен	4.0 ± 0.1	3.9 ± 0.2	4.5 ± 0.3	—
МПК	10.6 ± 0.9	12.7 ± 0.6	9.6 ± 0.8	II—III; P = 0.01
МИ	2.6 ± 0.3	3.4 ± 0.4	2.2 ± 0.3	II—III; P = 0.03
T <sub>рект</sub> (°C)				
до теста	37.8 ± 0.4	37.8 ± 0.6	37.2 ± 0.3	—
после теста	28.4 ± 3.2	31.4 ± 2.8	32.4 ± 1.9	—
Теплопроводность	0.47 ± 0.06	0.50 ± 0.03	0.37 ± 0.3	II—III; P = 0.025

Примечание. «—» — нет данных.

су тела, чем зараженные *H. mixtum* и незараженные особи (табл. 2). Масса тела особей, зараженных *A. horrida*, отрицательно коррелировала с интенсивностью инвазии ( $R_s = -0.84$ ;  $P = 0.015$ ).

#### Зависимость между зараженностью, метаболическими и терморегуляторными показателями

Средняя величина стандартного обмена у протестированных особей составила  $3.94 \pm 0.14$  мл/г·ч. Во время холодовой экспозиции потребление кислорода у самцов красной полевки увеличивалось с 1-й по 6-ю минуты, затем оставалось на постоянном уровне до конца теста (рис. 1). Средняя величина МПК составила  $10.9 \pm 2.0$  мл/г·ч. Средняя температура тела животных, измеренная непосредственно перед их помещением в камеру, была  $37.5 \pm 0.2$  °C, после тестирования снизилась до  $31.3 \pm 1.4$  °C. Ректальная температура тела, измеренная до теста, положительно коррелировала с величиной потребления кислорода во всех 4 измерениях (для МПК коэффициент корреляции равнялся 0.54;  $P = 0.031$ ). Температура тела после холодовой экспозиции коррелировала только с потреблением кислорода на 16-й минуте теста. Величина коэффициента корреляции здесь также равнялась 0.54 ( $P = 0.031$ ).

Достоверные отличия между животными разных групп были отмечены на 1-й ( $F = 7.9$ ;  $P = 0.007$ ), 11-й ( $F = 10.1$ ;  $P = 0.003$ ) и 16-й ( $F = 5.9$ ;  $P = 0.02$ ) минутах теста. Животные, инвазированные *H. mixtum*, имели более высокий уровень потребления кислорода, чем инвазированные *A. horrida* и неинвазированные (рис. 1). Зараженность красной полевки гельминтами не оказывала значимого влияния на величину стандартного обмена (табл. 2), но достоверно влияла на величину МПК и его отношение к уровню стандартного обмена ( $F = 4.4$ ;  $P = 0.04$  для МПК и  $F = 4.1$ ;  $P = 0.04$  для МИ). Особи, зараженные *H. mixtum*, имели достоверно более высокую величину МПК и МИ, чем особи, зараженные *A. horrida*. Достоверных отличий по температуре тела между зараженными и незараженными живот-

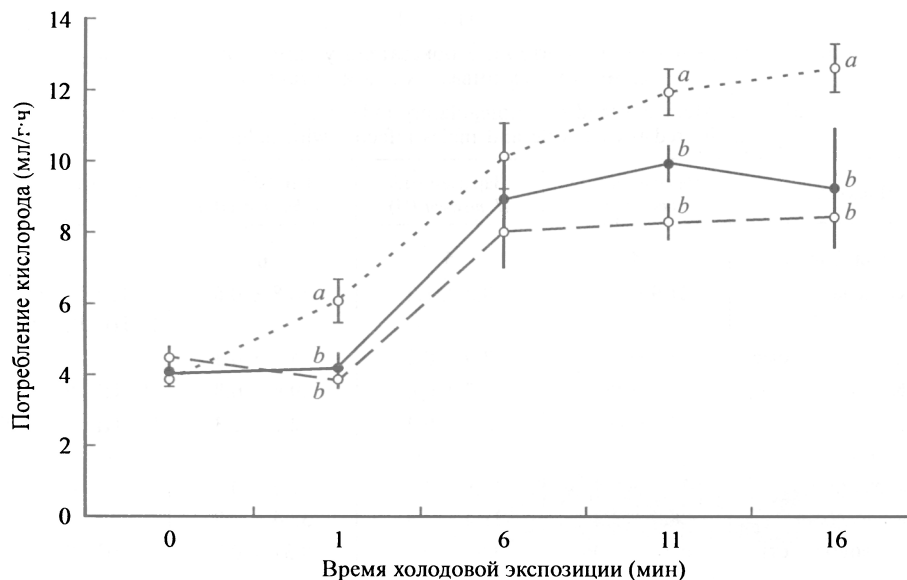


Рис. 1. Динамика потребления кислорода при холодовой экспозиции в гелиево-кислородной смеси у самцов красной полевки, инвазированных нематодой *H. mixtum* (пунктир), цестодой *A. horrida* (штриховая линия) и свободных от паразитов (сплошная линия).

Средние значения для разных групп, полученные для одной и той же временной точки, достоверно (LSD — тест;  $P < 0.05$ ) отличающиеся между собой, помечены разными буквами.

Fig. 1. Dynamics of oxygen consumption in males of the red-backed vole under a cold exposition in the helium-oxygen mixture: ones infected with the nematode *H. mixtum* (dashes), infected with the cestode *A. horrida* (striped line), and free from parasites (common line).

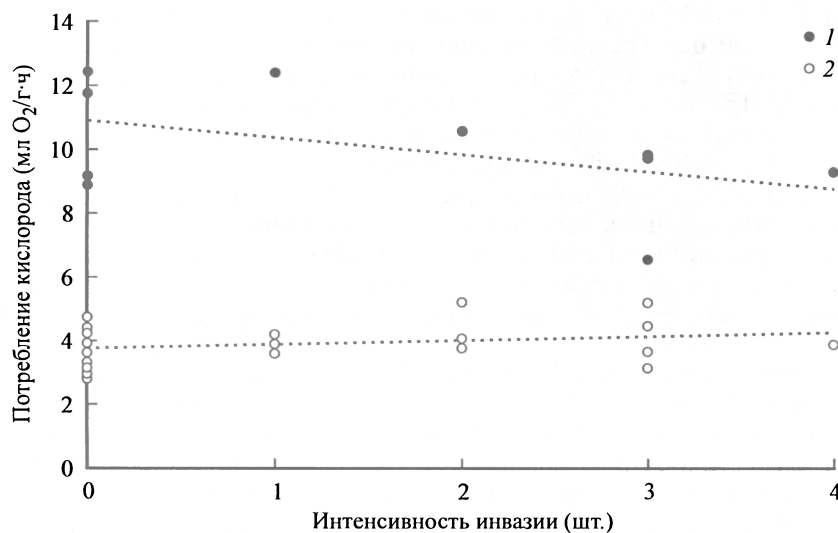


Рис. 2. Зависимость между метаболическими характеристиками особей красной полевки и интенсивностью инвазии *A. horrida*.

1 — максимальный обмен, 2 — стандартный обмен.

Fig. 2. Interrelation between metabolic characteristics of individuals of the red-backed vole and intensity of infection with *A. horrida*.

ными не обнаружено. Зараженность гельминтами оказывала достоверное влияние на теплопроводность тела полевок ( $F = 3.7$ ;  $P = 0.05$ ). Особи, зараженные *H. mixtum*, имели более высокую теплопроводность, чем особи, зараженные *A. horrida*.

У животных, зараженных *H. mixtum*, интенсивность инвазии не оказывала значимого влияния на анализируемые показатели, тогда как у особей, зараженных *A. horrida*, величина МПК снижалась по мере увеличения количества паразитирующих в них цестод (рис. 2). Коэффициент ранговой корреляции между МПК и интенсивностью инвазии у особей, зараженных *A. horrida*, составлял  $-0.89$  ( $P = 0.009$ ). Корреляция между интенсивностью инвазии и величиной потребления кислорода на 16-й минуте холодовой экспозиции практически отсутствовала ( $R_s = -0.16$ ;  $P = 0.71$ ). Не оказывала значимого влияния интенсивность инвазии *A. horrida* и на терморегуляторные показатели животных.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Поскольку показатели зараженности, оцененные сразу же после отлова и после холодовой экспозиции, достоверно не отличаются, можно предполагать, что передержка в виварии и процедура тестирования не оказывают значимого влияния на естественную зараженность красной полевки.

По величине потребления кислорода в условиях холодовой экспозиции красная полевка не отличается от изученной нами рыжей полевки из лабораторной колонии (Moshkin et al., 2002). Однако в отличие от рыжей полевки и других видов мышевидных грызунов, демонстрировавших значительное снижение потребления кислорода на 16-й минуте холодовой экспозиции (Moshkin et al., 2002), у красной полевки интенсивность метаболизма оставалась стабильно высокой в течение всего теста. Помимо видовых особенностей это может быть связано и с тем, что в настоящей работе использовались животные, отловленные в природе. Исследуемая группа животных была представлена главным образом сеготелками первой (весенней) генерации, подвергавшимися в ходе онтогенеза действию низких температур. Положительная корреляция между потреблением кислорода на 16-й минуте теста и температурой тела, измеренной после его окончания, свидетельствует о том, что способность к поддержанию температурного гомеостаза в условиях острого охлаждения определяется интенсивностью аэробного обмена.

Зараженность половозрелых самцов красной полевки кишечными гельминтами, не влияя на величину стандартного обмена животных, коррелировала с величиной потребления кислорода в условиях острого охлаждения. Однако у гельминтов различной таксономической принадлежности эта зависимость оказалась противоположно направленной. Так, особи, зараженные нематодой *H. mixtum*, не зависимо от интенсивности инвазии, имели более высокий уровень максимального обмена, чем особи, не инвазированные данным гельминтом и соответственно располагали большими резервами для интенсификации энергетического метаболизма (и поддержания его на высоком уровне) в условиях острого охлаждения. Особенно отчетливо эти различия проявлялись в величине потребления кислорода на 16-й минуте теста, которая, как показывают наши данные, коррелирует со способностью животного к сохранению постоянной температуры тела в условиях острого охлаждения. У особей, инвазированных цестодой *H. mixtum*, сам факт зара-

жения не влиял на интенсивность метаболизма, однако при остром охлаждении величина МПК снижалась пропорционально увеличению количества паразитирующих в особи гельминтов. В то же время особи, инвазированные *A. horrida*, имели меньшую теплопроводность и по своей способности к поддержанию температурного гомеостаза не отличались от незараженных.

Таким образом, инвазия *H. mixtum* приводит к существенным изменениям метаболических параметров хозяина, выражающимся в увеличении резервных возможностей метаболизма при остром охлаждении. Вопросы о механизме этих изменений и его адаптивном значении остаются пока открытыми. Известно, что гастроинтестинальные нематоды при естественном заражении в сублетальной дозе вызывают хронические заболевания, выражающиеся в анемических и дистрофических явлениях (Гвоздев, Шульц, 1976), снижении потребления (Arenberg et al., 1996; Arenberg, Folstad, 1999) и усвояемости пищи (Galeazzi et al., 2000). В эксперименте Кристиана и Хаммонда лабораторные мыши, зараженные *Heligmosomoides polygyrus*, не отличаясь по массе тела от контрольных, имели меньшее содержание жира и более высокий уровень обмена покоя. Увеличение стоимости поддержания жизнедеятельности не отражалось, однако, на эффективности их холодовой адаптации (Kristian, Hammond, 2000). Жировая ткань, имеющая низкую теплопроводность, имеет большое значение для терморегуляции (Young, 1976). С другой стороны, снижение содержания жира при сохранении общей массы тела ведет к увеличению тощей массы, которая существенно влияет на величину аэробного обмена на уровне организма (Kristian, Hammond, 2000).

Иная картина складывается при заражении полевок цестодой *A. horrida*. Снижение аэробной производительности здесь может быть связано в первую очередь со значительной биомассой паразитов. Так, масса одной нематоды *H. mixtum*, по нашим данным, составляет 2.5—3.5 мг, тогда как масса половозрелой цестоды *A. horrida* колеблется от 29 до 303 мг (в среднем  $93.8 \pm 16.3$  мг). При наблюдаемой нами интенсивности инвазии 5 цестод на особь их суммарная масса может превышать 1 г, т. е. около 5 % от массы тела хозяина. При этом трофическая конкуренция паразита с хозяином может стать весьма ощутимой и приводить к снижению массы тела последнего. Естественная зараженность красной полевки нематодами, очевидно, не достигает такого уровня. Биомасса паразитов может определять количество поступающих в кровь эндотоксинов, которые оказывают существенное влияние на теплообмен позвоночных животных. Наблюдаемое при инвазии *A. horrida* снижение общей теплопроводности может быть связано, в частности, с уменьшением теплопотерь за счет цитокин-зависимой регуляции кровоснабжения покровов (Reidel et al., 1982; Hull et al., 1993). Кроме того, эндотоксины снижают сердечную сократимость, что уменьшает минутный объем кровообращения и соответственно ухудшает снабжение тканей кислородом (Abel, 1989). Следствием этого является снижение аэробной производительности, которое может сказываться не только на устойчивости зараженных животных к холоду, но и на их социальной конкурентоспособности. Так, зараженность *A. horrida* среди самцов красной полевки, проявляющих агрессию в тесте парного ссаживания (Мошкин и др., неопубликованные данные), оказалась значительно меньше, чем среди неагрессивных самцов ( $0.17 \pm 0.07$  и  $0.47 \pm 0.13$  соответственно; тест Краскелла-Уоллиса,  $N = 6.94$ ;  $P = 0.031$ ).

Таким образом, наши данные показывают, что кишечные гельминты даже при естественном заражении могут влиять на интенсивность энергетиче-



ского обмена хозяина. Характер этого влияния определяется видовыми особенностями паразита.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 00-04-49210, 02-04-49253 и 03-04-48768).

#### Список литературы

- Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 354 с.
- Гвоздев Р. С., Шульц Е. В. Основы общей гельминтологии. Патология и иммунология при гельминтозах. М.: Наука, 1976. Т. 3. 246 с.
- Лукьянов О. А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1988. № 1. С. 47—55.
- Мошкин М. П. Роль стресса в поддержании популяционного гомеостаза млекопитающих (на примере грызунов): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 1989. 32 с.
- Новиков Е. А. Динамика численности и пространственное распределение красной полевки в Прителецкой тайге // Экология. 1994. № 3. С. 40—46.
- Скрябин К. И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М., 1928. 45 с.
- Шилов И. А. Практикум по экологии наземных позвоночных. М.: Высшая школа, 1961. 148 с.
- Щипанов Н. А. Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 5. С. 113—124.
- Abel F. L. Myocardial function in sepsis and endotoxin shock // Amer. Journ. Physiol. (Regulatory Integrative Comp. Physiol. 26). 1989. Vol. 257. P. 1265—1281.
- Arenberg P., Folstad I., Karter A. J. Gastrointestinal nematodes depress food intake in naturally infected reindeer // Parasitology. 1996. Vol. 85. P. 367—369.
- Arenberg P., Folstad I. Predicting effects of naturally acquired abomasal nematode infections on growth rate and food intake in reindeer using serum pepsinogen levels // Journ. Parasitol. 1999. Vol. 85. P. 367—369.
- Booth D. T., Clayton D. N., Block B. A. Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts // Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 1993. Vol. 260. P. 125—129.
- Coleman F. C. Morphological and physiological consequences of parasites incysted in the bulbous arteriosus of an estuarine fish, the sheepshead minnow, *Cyprinodon variegatus* // Journ. Parasitol. 1993. Vol. 79. P. 247—254.
- Connors V. A., Nickol B. B. Effects of *Plagiorhynchus cylindraceus* (Acantocephala) on the energy metabolism of adult starlings, *Sturnus vulgaris* // Parasitology. 1991. Vol. 103. P. 395—402.
- Galeazzi F., Haapala E. M., van Rooijen N., Vallance B. A., Collins S. M. Inflammation-induced impairment of energetic nerve function in nematode-infected mice is macrophage dependent // Amer. Journ. Physiol. 2000. Vol. 278. P. 259—265.
- Fuller C. A., Blaustein A. R. Effects of the parasite *Eimeria arizonensis* on survival of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) // Ecology. 1996. Vol. 77. P. 2196—2202.
- Hayworth A. M., van Riper C. I., Weathers W. W. Effects of *Plasmodium relictum* on the metabolic rate and body temperature in canaries // Journ. Parasitol. 1987. Vol. 73. P. 50—53.
- Hull D., Vinter J., McIntyre J. The effect of endotoxin-induced fever on thermoregulation in the newborn rabbit // Journ. Physiol. London, 1993. Vol. 461. P. 75—83.
- Kilgore M. W., Stewart G. L., Smatresk N. J. Oxygen uptake in mice infected with *Trichinella spiralis* // Journ. Parasitol. 1988. Vol. 74. P. 475—492.
- Koski K. G., Zhong Su, Scott M. E. Energy deficits suppress both systemic and gut immunity during infection // Biochem. Biophys. Res. Com. 1999. Vol. 264. P. 796—801.
- Koski K. G., Scott M. E. Gastrointestinal nematodes, nutrition and immunity: breaking the negative spiral // Ann. Rev. Nutr. 2001. Vol. 21. P. 297—321.
- Kristian D. M., Hammond K. A. Combined effects of cold exposure and sub-lethal intestinal parasites on host morphology and physiology // Journ. Exper. Biol. 2000. Vol. 203. P. 3495—3504.

- Lemly A. D., Esch G. E. Effects of the trematode *Uvulifer ambloplitis* on juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*: ecological implications // *Journ. Parasitol.* 1984. Vol. 70. P. 475–492.
- McNab B. K. On estimation thermal conductance in endotherms // *Physiol. Zool.* 1980. Vol. 53. P. 145–156.
- Meagher S. Physiological responses of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) to infection with *Capillaria hepatica* (Nematoda) // *Journ. Parasitol.* 1998. Vol. 84, N 6. P. 1112–1118.
- Meagher S., O'Connor T. Population variation in the metabolic response of deer mice to infection with *Capillaria hepatica* (Nematoda) // *Can. Journ. Zool.* 2001. Vol. 79. P. 554–561.
- Moshkin M. P., Novikov E. A., Petrovski D. V. Seasonal changes of thermoregulation in the mole vole *Ellobius talpinus* // *Physiol. Biochem. Zool.* 2001. Vol. 74, N 6. P. 869–875.
- Moshkin M. P., Novikov E. A., Kolosova I. E., Surov A. V., Telitsina A. Yu., Osipova O. A. Adrenocortical and bioenergetic responses to cold in five species of murine rodent // *Journ. Mammol.* 2002. Vol. 83, N 2. P. 458–466.
- Novikov E. A., Novikova M. V., Petrovski D. V., Moshkin M. P. Seasonal and geographic variations in metabolic activity of mole vole *Ellobius talpinus* Pall. // *Rodents et Spatium Biodiversity and Adaptation. Actes edites. Rabat, 1996.* P. 77–88.
- Novikov E., Moshkin M. Sexual maturation, adrenocortical function and population density of red-backed vole, *Clethrionomys rutilus* Pall. // *Mammalia.* 1998. Vol. 62, N 4. P. 529–540.
- Reidel W., Kozava E., Iriki M. Renal and cutaneous vasomotor and respiratory rate adjustments to peripheral cold and warm stimuli and to bacterial endotoxin in conscious rabbits // *Journ. Auton. Nerv. Syst.* 1982. Vol. 5. P. 177–194.
- Rosenmann M., Morrison P. Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O<sub>2</sub> // *Amer. Journ. Physiol.* 1974. Vol. 226. P. 490–495.
- Schall J. J., Bennet A. B., Putnam R. W. Lizards infected with malaria physiological and behavioral consequences // *Science (Washington, D. C.).* 1982. Vol. 217. P. 1057–1059.
- Tocque K. The relationship between parasite burden and host resources in the desert toad (*Scaphiopus couchii*) under natural environmental conditions // *Journ. Anim. Ecol.* 1993. Vol. 62. P. 683–693.
- Wang L. C. H. Modulation of maximum thermogenesis by feeding in the white rat // *Journ. Appl. Physiol.* 1980. Vol. 49. P. 975–978.
- Young R. A. Fat, energy and mammalian survival // *Amer. Zool.* 1976. Vol. 16, N. 4. P. 699–710.

Институт систематики и экологии  
животных СО РАН,  
Новосибирск

Поступила 17 XI 2004

# HELMINTHES INFECTION, METABOLIC RATES AND COLD RESISTANCE IN THE RED-BACKED VOLE FROM A NATURAL POPULATION

E. A. Novikov, A. V. Krivopalov, M. P. Moshkin

*Key words:* helminthes, metabolic rate, thermoregulation, *Clethrionomys rutilus*, *Heligmosomum mixtum*, *Arostrilepis horrida*.

## SUMMARY

Estimation of the standard metabolic rate (SMR), maximal oxygen consumption (MOC) and thermoregulation ability in males of red-backed vole (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) have shown that individuals infected with nematodes *Heligmosomum mixtum*, regardless of intensity of worm infection, had an increased level of oxygen consumption in the cold exposition, while the individuals infected with the cestodes *Arostrilepis horrida*, had

a lower oxygen consumption than non-invaded individuals. Worm burden of *A. horrida* correlated negatively with MOC value in the hosts. Thermo-conductance of individuals infected with *A. horrida* was significantly lower than in ones infected with *H. mixtum*. Opposite effects of these two helminthes seems to be determined by the specificity of pathogenesis and different body mass of parasites. Total body mass of nematodes are usually less than 0.2 % of the host body mass whereas the total body mass of cestodes may exceed 5 % of the host body mass.

---